

CIRAD-EMVT
Campus International de Baillarguet
B.P. 5035
34032 MONTPELLIER Cedex 1

Institut National Agronomique
Paris-Grignon
16, rue Claude Bernard
75005 PARIS

Ecole Nationale Vétérinaire
d'Alfort
7, avenue du Général de Gaulle
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier
75005 PARIS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

INTERETS ZOOTECHNIQUES DES HYBRIDES DE POISSONS :
PROBLEMES RENCONTRES ET CONSEILS POUR UNE
PRODUCTION A GRANDE ECHELLE

par

Yann GUILLOT

Année universitaire 1999-2000

Renvoi aux références bibliographiques

INTRODUCTION..... 3, 10

Enjeu économique et social de la production de poissons. (données chiffrées.)

Apport de l'hybridation dans ce domaine.

Définition du terme.

Premières hybridations. (d'un point de vue historique)

Exemples centrés sur le tilapia.

I- Les enjeux de l'hybridation. (Apport pour la production.).....1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13, 14 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 28, 31, 35, 37, 38, 43, 44, 45, 46, 49, 50, 51, 52

A- Intérêts théoriques..... 7, 10, 14, 17, 21, 44

1) Un enjeu général : amélioration rapide, stratégie à court terme.....17, 44

2) Implications du phénomène d'hybridation..... 7, 10, 14, 21, 44

a) Avantage au niveau de l'héritabilité. (h^2)..... 44

b) Variation au niveau des phénomènes cytologiques classiques..... 7

- Production de gamètes non réduits.

- Suppression de la syngamie.

- Réduction de la recombinaison.

- Méiose sélective.

c) Effet de l'hétérosis (H) : vigueur de l'hybride..... 10, 14, 21, 44

B- Intérêts pratiques1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 12, 13, 15, 18, 19, 20, 22, 23, 25, 26, 28, 31, 35, 37, 38, 43, 44, 45, 46, 49, 50, 51, 52

1) Amélioration de la conversion de la nourriture et du taux de croissance..... 8, 21

2) Caractères de reproduction..... 5, 10, 15, 20, 23, 46

a) Augmentation de la production d'œufs, d'alevins..... 15, 20, 46

b) Création d'hybrides stériles..... 5, 10, 23

3) Production d'une population monosexue : le cas du tilapia..... 2, 4, 50

4) Résistance à certains facteurs de l'environnement.....	1, 3, 6, 10, 13, 18, 19, 22, 25, 26, 35, 38, 50, 51, 52
a) La salinité.....	1, 3, 6, 18, 19, 26, 38, 51
b) La température.....	22, 25, 50, 51
c) Résistance aux maladies virales.....	10, 13, 35, 52
d) D'autres facteurs.....	37, 43, 44, 45, 49
• Résistance aux eaux acides.....	43
• Résistance aux faibles taux d'oxygène dissous.....	44, 45, 49
• Résistance au stress induit par les manipulations dans une pisciculture.....	37
5) Sélection d'un phénotype d'intérêt commercial.....	2, 5, 51
6) Amélioration de la capture.....	12, 23, 28, 44
7) Stock pour une population sauvage.....	31, 44

II- Problèmes rencontrés lors de la conception des hybrides.

2, 10, 11, 13, 16, 28, 29, 30, 42, 44, 48, 50, 51

1) Perte au niveau de la reproduction.....	10, 30, 50
• Des gamètes non réduits (améiotiques) et autres problèmes rencontrés lors de la méiose.....	10
• Faible production d'alevins hybrides.....	10, 30, 50
2) Réussite incomplète pour l'obtention de populations monosexes.....	50
3) Une croissance des hybrides plutôt médiocre.....	29, 50
4) Une résistance à la salinité encore incomplète.....	16, 48
5) Une fréquence variable des phénomènes d'hétérosis.....	2, 13, 28, 42, 44
6) Risque de contamination par les hybrides en milieu sauvage et en élevage.....	28
7) Perte des caractères sélectionnés.....	2, 11, 29, 44, 51
• Consanguinité et augmentation des homozygotes ?	
• L'introgression mise en cause ?	

III- Protocole pour l'obtention des hybrides : précautions générales.

2, 9, 10, 19, 27, 28, 38, 44, 50

1) Choix des souches à croiser.....	9, 10, 19, 28, 50
2) Méthodes de sélection.....	38
3) Surveiller les stocks de parentaux par rapport aux hybrides.....	2
4) Faire des croisements réciproques.....	44

5) Techniques à employer.

- ☞ Identification des géniteurs et des moments propices pour le stripping.
- ☞ Le stripping proprement dit.
- ☞ Fécondation artificielle.
- ☞ Nettoyage et incubation artificielle.
- ☞ Eclosion.

6) Vérification des caractères attendus.....	27, 28
☞ Test de salinité.....	27
☞ Test de thermotolérance.....	28
☞ Contraintes à prendre en compte lors de la réalisation de ces tests.	

CIRAD-EMVT
Campus International de Baillarguet
BP. 5035
34032 MONTPELLIER Cedex 1

**DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES**

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

Intérêts zootechniques des hybrides de poissons : problèmes rencontrés et conseils pour une production à grande échelle.

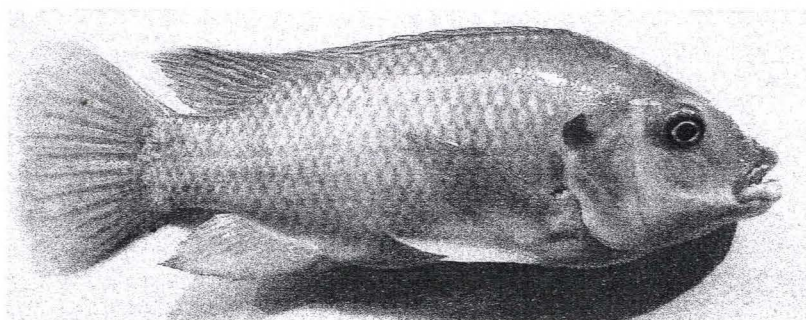


Photo : Hybride F₁ de tilapia. (Croisement *Oreochromis niloticus* femelle x *Sarotherodon melanotheron* mâle)¹

Année universitaire 1999-2000

Yann GUILLOT

Comité de lecture : Jérôme LAZARD

¹ Photo prêtée par le laboratoire du GAMET de Montpellier.

SOMMAIRE

INTRODUCTION..... 5

Enjeu économique et social de la production de poissons. (données chiffrées.)

Apport de l'hybridation dans ce domaine.

Définition du terme.

Premières hybridations. (d'un point de vue historique)

Exemples centrés sur le tilapia.

I- Les enjeux de l'hybridation. (Apport pour la production.)..... 6

A- Intérêts théoriques..... 6

1) Un enjeu général : amélioration rapide, stratégie à court terme..... 6

2) Implications du phénomène d'hybridation..... 6

a) Avantage au niveau de l'héritabilité. (h^2)..... 6

b) Variation au niveau des phénomènes cytologiques classiques..... 7

- Production de gamètes non réduits.
- Suppression de la syngamie.
- Réduction de la recombinaison.
- Méiose sélective.

c) Effet de l'hétérosis (H) : vigueur de l'hybride..... 7

B- Intérêts pratiques..... 9

1) Amélioration de la conversion de la nourriture et du taux de croissance..... 9

2) Caractères de reproduction..... 9

a) Augmentation de la production d'œufs, d'alevins..... 9

b) Création d'hybrides stériles..... 9

3) Production d'une population monosexue : le cas du tilapia..... 10

4) Résistance à certains facteurs de l'environnement.....	11
a) La salinité.....	11
b) La température.....	12
c) Résistance aux maladies virales.....	12
d) D'autres facteurs.....	13
• Résistance aux eaux acides.	
• Résistance aux faibles taux d'oxygène dissous.	
• Résistance au stress induit par les manipulations dans une pisciculture.	
5) Sélection d'un phénotype d'intérêt commercial.....	13
6) Amélioration de la capture.....	15
7) Stock pour une population sauvage.....	16

II- Problèmes rencontrés lors de la conception des hybrides..... 16

1) Perte au niveau de la reproduction.....	16
• Des gamètes non réduits (améiotiques) et autres problèmes rencontrés lors de la méiose.	
• Faible production d'alevins hybrides.	
2) Réussite incomplète pour l'obtention de populations monosexes.....	17
3) Une croissance des hybrides plutôt médiocre.....	17
4) Une résistance à la salinité encore incomplète.....	17
5) Une fréquence variable des phénomènes d'hétérosis.....	18
6) Risque de contamination par les hybrides en milieu sauvage et en élevage.....	18
7) Perte des caractères sélectionnés.....	19
• Consanguinité et augmentation des homozygotes ?	
• L'introgession mise en cause ?	

III- Protocole pour l'obtention des hybrides : précautions générales..... 20

1) Choix des souches à croiser.....	20
2) Méthodes de sélection.....	22
3) Surveiller les stocks de parentaux par rapport aux hybrides.....	23

4) Faire des croisements réciproques..... 23

5) Techniques à employer..... 23

- ☞ Identification des géniteurs et des moments propices pour le stripping.
- ☞ Le stripping proprement dit.
- ☞ Fécondation artificielle.
- ☞ Nettoyage et incubation artificielle.
- ☞ Eclosion.

6) Vérification des caractères attendus..... 24

- ☞ Test de salinité.
- ☞ Test de thermotolérance.
- ☞ Contraintes à prendre en compte lors de la réalisation de ces tests.

DISCUSSION..... 26

CONCLUSION..... 27

Renvoi aux références bibliographiques..... 28

Références bibliographiques..... 31

INTRODUCTION

La population des pays en voie de développement connaît un accroissement galopant qui n'est pas proportionnel à l'augmentation de la production des denrées alimentaires. Devant ce problème, la production massive de protéines animales semble être le seul exutoire à une situation pour le moins bloquée. Le développement de l'aquaculture dans ces types de pays reste un enjeu majeur pour les décennies à venir.

En effet, la production aquacole représente pour 1996 une production de 34 080 000 tonnes à l'échelle mondiale. Le secteur de la pisciculture y participe à une hauteur de 14 660 000 tonnes. (données FAO, 1997.)

Dans cette optique, toute amélioration au plus petit échelon de la filière de production représente un progrès énorme en terme de tonnage de poissons produits. De nombreuses améliorations ont été entreprises dans le domaine piscicole pour atteindre ce but. L'hybridation inter ou intra-spécifique en fait partie.

Les enjeux actuels de l'hybridation chez les poissons sont multiples, mais ils convergent tous vers un but unique : celui d'améliorer rapidement la souche utilisée pour la production à grande échelle en recombinaison des caractères zootechniques intéressants. Outre ces intérêts zootechniques, les hybrides inter-génériques de poissons constituent d'un point de vue génétique « des modèles originaux et adaptés à l'analyse de l'association et de la ségrégation des caractères parentaux. » (Baroiller, 1997.)

L'hybridation est un phénomène par lequel des individus sont produits en croisant deux reproducteurs de souches ou d'espèces différentes.

D'un point de vue historique, c'est chez les Salmonidés que les premiers essais d'hybridation sont rapportés dès le XIX^{ème} siècle. L'obtention d'hybrides entre *Salmo trutta* (truite fario) et *Lota marmorata* (la lote) est décrite par Frass. (1854, in Chevassus, 1998.)

Les points suivants seront abordés dans cette synthèse :

- Quels sont les enjeux principaux de l'hybridation d'un point de vue zootechnique ?
- Quels écueils ont été rencontrés lors des tentatives d'amélioration par hybridation ?
- Quelles sont les précautions à adopter tant d'un point de vue technique que théorique pour produire des hybrides intéressants dans une optique de «durabilité» des systèmes de production correspondants ?

Beaucoup d'exemples se rapporteront aux tilapias car ces derniers restent parmi les poissons les plus étudiés et les plus produits en zone tropicale.

I- Les enjeux de l'hybridation.

A- Intérêts théoriques.

1) Amélioration rapide.

L'hybridation peut être utilisée comme une méthode rapide pour améliorer la productivité avant d'utiliser une méthode de sélection. (Tave, 1986.)

Les programmes d'hybridation ont un impact à court terme : leur mise en place ne nécessite pas une technologie élevée et les techniques de management sont moins exigeantes par rapport aux programmes de sélection qui se font sur du long terme. (Gjerde, 1998.)

L'hybridation permet de prendre et de combiner des qualités favorables provenant de deux groupes génétiques différents et de tirer avantage du phénomène de vigueur hybride (ou hétérosis, Cf. 2)) dès la F_1 . (première génération)

2) Implications du phénomène d'hybridation.

a) Avantage au niveau de l'héritabilité. (h^2)

Lorsque h^2 est petit, l'hybridation est souvent le seul moyen d'améliorer la productivité car la sélection serait inopérante.

On définit l'héritabilité comme la quantité proportionnelle de variance génétique associée.

En clair, $h^2 = V_A / V_P$ où :

V_A représente la variance génétique additive, c'est-à-dire, la composante de la variance génétique totale qui est due aux effets additifs des gènes. Cette variance est la somme des effets de tous les allèles sur tous les loci, pris indépendamment. La variance génétique additive est la somme des effets de chaque allèle qui aident à produire le phénotype.

V_P la variance du phénotype qui est la somme de la variance génétique, de la variance environnementale et de l'interaction entre l'environnement et le génome.

Une fois que l'on connaît h^2 pour un phénotype quantitatif, on peut prédire la réponse à la sélection en utilisant la formule suivante :

$$R = Sh^2$$

où R est la réponse (gain ou perte) par génération.

S est la sélection différentielle, c'est-à-dire qu'il représente la supériorité ou l'infériorité du stock de reproducteurs sélectionnés par rapport à la moyenne de la population.

Un exemple sera beaucoup plus parlant :

Un pisciculteur qui produit des *Ictalurus punctatus* mesure que les individus ont une masse moyenne de 454 g. à 18 mois d'âge.

Pour lancer son programme, il sélectionne 50 femelles d'une masse moyenne de 604 g. et 40 mâles d'une masse moyenne de 692 g.

Sachant que l'héritabilité pour le caractère de croissance pondérale est de 0.5, on peut prédire la réponse à la sélection.

$S = [(moyenne\ des\ masses\ des\ femelles\ sélectionnées + moyenne\ des\ masses\ des\ mâles\ sélectionnés) / 2] - moyenne\ de\ la\ population.$

$$S = [(604 + 692) / 2] - 454 = 194\ g.$$

On peut calculer la réponse à la sélection :

$$R = 194 \times 0.5 = 97 \text{ g.}$$

En génération suivante (F_1), on aura augmenté la moyenne de la masse de 97g.
La masse moyenne des individus F_1 est donc de :

$$F_1 = \text{Masse moyenne des parents} + \text{réponse à la sélection}$$
$$F_1 = 454 + 97 = 551 \text{ g.}$$

(in Tave, 1986.)

L'hybridation, par un apport de variance V_A , permet donc de favoriser les programmes d'amélioration qui sont tentés dans le cadre d'une pisciculture.

b) Variations au niveau des phénomènes cytologiques classiques.

Les «anomalies» de nature cytologique lors de la production des gamètes pour la constitution d'hybrides peuvent être intéressantes :

- Production de gamètes non réduits.

L'issue de la méiose aboutit à la production de gamètes diploïdes non réduits qui possèdent la totalité des génomes des deux espèces parentales. Si l'on féconde ces gamètes ainsi produits avec des gamètes haploïdes ("normaux"), on obtient des individus triploïdes souvent stériles. La fécondation de deux gamètes diploïdes forme des individus tétraploïdes viables et fertiles dans la plupart des cas.

- Suppression de la syngamie.

Dans certains cas, la fusion des pronucléi ne se fait pas ; le pronucléus mâle est éliminé. Cela revient à de la gynogénèse. Si les gamètes sont réduits, il se développe un individu haploïde parfaitement inviable.

- Réduction de la recombinaison.

Une différence de structure du génome entre les deux espèces qui vont participer à l'hybridation peut empêcher les recombinaisons de se faire. Les gamètes haploïdes obtenus sont une combinaison de chromosomes provenant des espèces parentales. La garniture de ces gamètes peut aller de 50 % de chromosomes de chaque espèce parentale à 100 % de chromosomes de l'une d'elles. Puisque l'état hybride du génome des descendants est très variable, des phénomènes d'introgression entre génomes des espèces pures peuvent avoir lieu facilement.

- Méiose sélective.

Lors de la méiose, le génome d'une des espèces parentales va être éliminé de manière partielle ou totale. En général, c'est le génome paternel qui est éliminé.
(in Bezault, 1999.)

c) Effet de l'hétérosis : vigueur de l'hybride.

La supériorité ou l'infériorité des hybrides pour un type de caractère peut être mesurée grâce au pourcentage d'hétérosis ou vigueur hybride.

L'hétérosis (H) peut être calculé en utilisant la formule suivante :

$$H = [(\text{moyenne des hybrides } F_1 \text{ réciproques} - \text{moyenne des parents}) / \text{moyenne des parents}] \times 100.$$

Si l'on prend l'exemple d'un pisciculteur qui fabrique des hybrides à partir d'*Ictalurus punctatus* et d'*I. furcatus*, le calcul de l'hétérosis se fera de la manière suivante.
 A 18 mois, les individus sont pesés et il obtient les résultats suivants :

Tableau 1 : Masse moyenne des individus des différents groupes de poissons à 18 mois d'âge.

Groupe de poissons	Masse moyenne en grammes
<i>Ictalurus punctatus</i>	460
<i>Ictalurus furcatus</i>	440
<i>Ictalurus punctatus</i> x <i>Ictalurus furcatus</i> (femelle) (mâle)	600
<i>Ictalurus punctatus</i> x <i>Ictalurus furcatus</i> (mâle) (femelle)	462

Source : Tave, 1986.

- On calcule la masse moyenne des deux groupes parentaux :

$$\text{masse moyenne des groupes parentaux} = (460 + 440 \text{ g.}) / 2 = \mathbf{450 \text{ g.}}$$

- On calcule la masse moyenne de leurs hybrides :

$$\text{masse moyenne des hybrides} = (600 + 462) / 2 = \mathbf{531 \text{ g.}}$$

- Le calcul de l'hétérosis donne d'après la formule :

$$H = [(531 - 450) / 450] \times 100 = \mathbf{18 \%}$$

➤ Ce pisciculteur peut dire que l'hybridation de ces deux espèces lui a permis d'améliorer la croissance de 18 %. (*in* Tave, 1986.)

Pour calculer H, les deux groupes parentaux ainsi que les deux hybrides réciproques sont nécessaires. Si les quatre groupes ne sont pas mesurés, on ne peut pas calculer H, mais seulement dire que tel hybride ou les deux sont meilleurs ou pires que l'un ou les deux de leurs parents. L'effet de l'hétérosis peut être avantageux lorsque les deux espèces parentales présentent des performances de survie et de croissance bien contrastées. (forte survie, faible croissance contre faible survie, forte croissance)

Dans les croisements du genre *Salvelinus*, la biomasse finale produite en nombre d'alevins peut être plus forte pour l'hybride que pour les deux espèces parentales. (Chevassus, 1998.)

D'autres exemples sont assez parlants :

- L'amélioration de la croissance par effet d'hétérosis est de 55 % chez des hybrides fabriqués à partir de poisson-chat (*Ictalurus punctatus*) et de 22 % chez des hybrides de truite arc-en-ciel. (Dunham, 1995)
- Des croisements chez le poisson chat comme chez la carpe commune montrent 30 à 60 % d'effet hétérosis pour le même caractère. (Hulata, 1995.)

B- Intérêts pratiques.

1) Amélioration du taux de conversion de l'aliment et du taux de croissance.

Chappel en 1979 a démontré que l'hybride *Ictalurus punctatus* femelle x *I. furcatus* mâle convertit mieux l'aliment que ne le font les souches parentales.

Cependant, cette amélioration n'est pas valable pour tous les hybrides de poissons. Ainsi, chez l'hybride de tilapia *Oreochromis niloticus* x *O. hornorum*, il n'existe pas de différence statistique au niveau du taux de croissance par rapport à la souche parentale mâle d'*O. niloticus*. (en élevage séparé ou en polyculture avec distribution de nourriture) (Lovshin, 1982.)

2) Caractères de reproduction.

a) Augmentation de la production d'œufs.

L'élevage des poissons chats est bien développé aux Etats-Unis. Des travaux de Horn en 1981 puis de Dunham *et al.* (1983) ont prouvé que des hybrides inter-spécifiques de ce poisson réalisés à partir d'*Ictalurus punctatus*, d'*I. furcatus* ou d'*Ameiurus catus* produisent beaucoup plus d'œufs que les souches parentales.

Verdegem (1987) a démontré que les hybrides F₁ de tilapias (*Tilapia nilotica* x *T. hornorum*) sont plus féconds que leurs espèces parentales.

b) Création d'hybrides stériles.

L'un des reproches majeurs formulé aux scientifiques est le risque de contamination de l'environnement par des individus créés artificiellement par hybridation. La fabrication d'hybrides stériles permet d'éviter ce genre de problèmes, même si en général toutes les précautions sont prises pour éviter le rejet des poissons d'élevage dans le milieu naturel.

Chez les poissons, la stérilité des hybrides semble limitée aux croisements inter-génériques. Ainsi, les hybrides intra-génériques sont très souvent fertiles. L'hybride inter-spécifique « Tiger » (croisement de truite commune femelle par omble de fontaine mâle) fait exception puisqu'il est stérile. Il présente en plus l'avantage d'avoir une viabilité suffisante pour permettre son élevage. La stérilité de l'hybride se traduit par un faible RGS (Rapport gonado-somatique) mais par un bon indice de carcasse (supérieur à 90 %) car il n'y a pas de perte métabolique pour la maturation sexuelle. (Chevassus, 1998.)

Le croisement entre la dorade (*Sparus auratus*) et *Pagrus major* produit aussi des hybrides stériles sans risque de reproduction avec des espèces sauvages. (Perez-Enriquez, 1999.)

La stérilité peut aussi être induite en fabriquant des hybrides triploïdes. Ainsi, chez les cyprinidés, le croisement de la carpe commune (*Cyprinus carpio*) qui est naturellement tétraploïde (production de gamètes diploïdes) avec *Labeo rohita*, produit des hybrides triploïdes stériles ayant des bonnes performances en élevage. (bonne croissance et facilité de capture) (Khan *et al.*, 1990.)

La triploïdie peut aussi être induite par traitement artificiel. Les ovocytes à féconder subissent un choc thermique ou sont exposés aux UV, ce qui empêche l'expulsion du globule polaire. L'ovocyte diploïde ainsi créé est fécondé par un spermatozoïde haploïde, ce qui donne un zygote triploïde.

C'est ainsi que des hybrides triploïdes stériles de plie x flet (*Pleuronectes platessa* x *Platichthys flesus*) ont été créés. (Purdom, 1972, in Bartley, 1997.)

D'un point de vue aquacole, la stérilité permet de retarder la maturité sexuelle ou de l'inhiber complètement, améliorant par la même occasion, les paramètres de croissance et les qualités organoleptiques des animaux. En période de reproduction, beaucoup de poissons anadromes ou catadromes mobilisent leurs réserves musculaires pour la production d'ovocytes ce qui diminue la qualité de la chair pour le consommateur.

3) Production d'une population monosexue : le cas du tilapia.

Chez le tilapia, (terme regroupant les genres *Oreochromis*, *Sarotherodon* et *Tilapia*) il s'est vite avéré très utile de produire uniquement des individus mâles. Ces derniers ont un taux de croissance beaucoup plus fort que les femelles et sont donc plus intéressants pour la production aquacole.

Par ailleurs, le déterminisme génétique du sexe varie selon les différentes espèces de tilapias. Chez *Oreochromis mossambicus*, les individus XX (homogamétiques) sont femelle d'un point de vue phénotypique et les individus XY (hétérogamétiques) sont mâle.

Pour mieux comprendre la suite du débat, on part des postulats suivants : le gène déterminant du mâle pour le chromosome Z est plus dominant que le gène déterminant de la femelle pour le chromosome X, tandis que le chromosome Y est "plus fort" que le chromosome W.

Ainsi, si l'on croise *O. mossambicus* femelle (XX) x *O. hornorum* mâle (ZZ), on obtient en F1 100 % de mâles XZ.

Le croisement d'*O. niloticus* (déterminisme du type XX/XY) avec *O. hornorum* donne aussi une descendance exclusivement masculine.

Si l'on croise *O. niloticus* x *O. aureus* (déterminisme du type ZZ/WZ), on obtient aussi une prédominance de mâles dans la descendance.

Il en est de même pour *O. niloticus* avec *O. macrochir*. (déterminisme du type ZZ/WZ) (Tave, 1986, Baroiller, 1994.)

Des techniques hormonales existent pour inverser le sexe des jeunes individus avant que les alevins n'aient fini leur différenciation vers le phénotype mâle ou femelle. Les produits utilisés couramment (17 α méthyl testostérone) sont peu coûteux et relativement efficaces. Si dans une première approche, on pourrait penser que cette méthode est beaucoup plus pratique, elle représente un danger potentiel pour l'environnement. (Baroiller, 1993)

L'hybridation possède deux avantages importants par rapport aux traitements chimiques : elle empêche, dans la plupart des cas, les croisements consanguins et elle évite la contamination de l'environnement avec des hormones sexuelles.

Cette remarque est d'autant plus importante pour des pays comme Israël où la politique de gestion fait que l'eau des bacs où les poissons sont traités à la 17 α méthyl testostérone sert à arroser les légumes destinés à la consommation humaine...

De plus, l'utilisation très répandue et incontrôlée des stéroïdes sexuels ne pourra pas être autorisée de façon indéfinie. Aux USA, leur utilisation est déjà sévèrement contrôlée par la Food and Drug Administration. (Wohlfarth, 1994)

Les hybrides présentent aussi d'autres avantages pour l'aquaculture.

4) Résistance à certains facteurs de l'environnement.

a) La salinité.

L'hybridation peut permettre de créer des individus capables de vivre voire de se reproduire en eau salée. Pour le tilapia, cela représente un grand intérêt pour conquérir des surfaces aquacoles marines de grande importance et préserver les zones dulcicoles pour les activités humaines. (prélèvement d'eau potable notamment) En général, le tilapia est un poisson d'eau douce, mais dans ce groupe, beaucoup d'espèces sont euryhalines. Cela permet d'envisager de nombreux croisements entre espèces euryhalines ayant des caractéristiques marchandes peu propices à un développement aquacole rentable (faible croissance, faible productivité) avec d'autres espèces peu résistantes à la salinité mais ayant des bonnes caractéristiques de croissance.

Ainsi, la croissance est forte chez *Oreochromis niloticus* et faible chez *Sarotherodon melanotheron*. Les capacités d'adaptation à des eaux salées sont très élevées chez *S. melanotheron* (jusqu'à 110 ‰), alors qu'elles sont insignifiantes chez *O. niloticus*. (10-20 ‰ maximum.) L'hybride F₁ obtenu (nommé Nilatiron) dans les deux sens (femelle *S. melanotheron* x mâle *O. niloticus* et mâle *S. melanotheron* x femelle *O. niloticus*) présente des performances intermédiaires si on le compare aux souches parentales. La fertilité de cet hybride reste prometteuse pour créer une souche résistante à l'eau salée. (Baroiller, 1997.)

Aux Philippines, un autre hybride a été créé dans le même but entre *O. niloticus* et *O. mossambicus*. (hybride molobicus) (Rosario, 1999.)

Le croisement entre *O. niloticus* et *O. aureus* augmente aussi la résistance à la salinité. (Wohlfarth, 1981.)

Il en est de même pour le croisement *O. urolepis hornorum* x *O. mossambicus*. (Baroiller, 1994.)

D'un point de vue physiologique, Avella en 1996 a prouvé que les poissons placés en milieu salin ont une activité de la Na⁺/K⁺ ATPase qui est augmentée au niveau des branchies. Par conséquent, les concentrations en Na⁺ et K⁺ croissent dans le sang.

Lea Master *et al.* (1990) ont démontré que les valeurs en Na, K, Cl, ... étaient plus importantes chez l'hybride rouge de tilapia que chez *Sarotherodon melanotheron*.

D'autres exemples existent chez des poissons différents du tilapia.

Les hybrides issus du croisement entre du saumon Chum et du saumon Chinook (*Oncorhynchus keta* x *O. tshawytscha*) sont beaucoup plus précoces lors de leur développement au niveau de la résistance à la salinité. Le passage en eau de mer peut se faire plus rapidement lorsque l'on élève ces poissons dans des structures piscicoles. (Seeb *et al.*, 1993, in Bartley, 1997.)

De nombreux croisements avec le saumon du Pacifique (*Oncorhynchus spp*) permettent aussi d'obtenir des hybrides très précocement adaptés au milieu marin. (Scheerer *et al.*, 1983, Grey *et al.*, 1993.)

Le croisement entre le Beluga et l'esturgeon russe (*Huso huso* x *Acipenser güldenstäti*) donne un hybride à la fois résistant à l'eau douce et à l'eau de mer. (Gorshkova *et al.* 1996.)

Les hybrides peuvent aussi présenter des résistances plus importantes que leurs parents à d'autres facteurs de l'environnement.

b) La température.

Pour l'élevage des tilapias, la température moyenne de l'eau doit être comprise entre 20 et 30°C, mais ces poissons peuvent survivre à des températures inférieures. Les seules espèces qui sont capables de supporter une température de 10°C sont *Tilapia zillii*, *Oreochromis aureus* et *O. galilaeus* lorsque ces derniers se trouvent en limite nord de leur répartition géographique. Il en est de même pour *O. mossambicus* et *T. sparrmanii* à la limite sud de leur répartition en Afrique. (Jubb, 1967 in Wohlfarth, 1981.)

Les hybrides produits en croisant *O. niloticus* x *O. aureus* sont aussi résistants aux faibles températures que *O. aureus*. Ce croisement présente aussi l'avantage de donner une prédominance de mâles dans la descendance. (Cf. I 3)) L'hybride *O. niloticus* x *O. aureus* et *O. aureus* commencent à mourir à 9°C alors que *O. niloticus* meurt à 11°C. (Lahav *et al.*, 1990, Wohlfarth, 1994.)

c) Résistance aux maladies virales.

Dans certains cas, l'effet de l'hétérosis fait que les hybrides supportent mieux des maladies qui affectent habituellement des groupes de poissons. Plumb *et al.* (1978) ont montré que l'hybridation (*Ictalurus punctatus* x *I. furcatus*) améliorait la résistance des poissons-chats aux maladies virales comme la CCV. (Channel catfish virus) Dunham *et al.* ont confirmé ces résultats en 1987.

L'hybride *Ictalurus punctatus* femelle x *I. furcatus* mâle possède des caractéristiques de résistance à *Edwardsiella ictaluri* qui sont intermédiaires aux souches parentales. (Wolters *et al.*, 1995.)

Un autre exemple est celui de la truite arc-en-ciel qui reste sujette à deux viroses principales en élevage : la nécrose pancréatique infectieuse (NPI) et la septicémie hémorragique virale (SHV). La résistance plus ou moins totale d'autres salmonidés comme le saumon Coho (*Oncorhynchus kisutch*) ou les individus du genre *Salvelinus* à ces maladies a encouragé les scientifiques à créer des hybrides.

Les poissons issus du croisement entre une truite arc-en-ciel femelle (*Oncorhynchus mykiss*) et un saumon Coho mâle (*O. kisutch*) résistent à la SHV. De manière similaire, les hybrides issus du croisement de la truite arc-en-ciel avec l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) ou de l'omble arctique (*S. alpinus*) sont eux aussi résistants. Par contre, il semble impossible d'obtenir des hybrides résistants à la NPI.

La résistance à la SHV des hybrides demeure très intéressante et plusieurs pisciculteurs se sont lancés dans le testage de ces souches pour la production à l'échelle commerciale. (Chevassus, 1998.)

d) D'autres facteurs.

- Résistance aux eaux acides.

L'hybride nommé Splake est issu du croisement entre la truite de lac (*Salvelinus namaycush*) et l'omble des fontaines. (*S. fontinalis*) Cet animal fertile, qui grossit vite, tolère les eaux acides. (Snucins, 1993.)

- Résistance aux faibles taux d'oxygène dissous.

Deux exemples d'hybrides sont cités dans la littérature :

L'hybride *Lepomis cyanellus* x *L. macrochirus* possède des caractéristiques de croissance intéressantes pour l'aquaculture. De plus, ce poisson qui est fertile supporte très bien des faibles taux d'oxygène dissous. Ces caractères sont une constante chez les autres hybrides issus de croisements dans le genre *Lepomis*. (Tidwell *et al.*, 1992, Will *et al.* 1994.)

Le deuxième exemple est celui de l'hybride *Ictalurus punctatus* x *I. furcatus* qui supporte lui aussi des faibles taux d'oxygène dissous dans l'eau. (Tave, 1986.)

- Résistance au stress induit par les manipulations dans une pisciculture.

L'évaluation du stress chez *Morone saxatilis*, *M. chrysops* et l'hybride fabriqué à partir de ces deux espèces a été effectuée en mesurant des paramètres comme le glucose plasmatique, le chlorure, l'acide lactique, les concentrations en sodium et potassium du sang. Les résultats prouvent qu'après un stress de manipulation, *M. saxatilis* souffre d'hyperglycémie et de lactacidémie pendant 12 à 48 heures, tandis que les valeurs de glucose et d'acide lactique chez les hybrides restent inchangées. (Reubush *et al.*, 1997)

5) Sélection d'un phénotype d'intérêt commercial.

Dans certains cas particuliers, l'attrait du consommateur pour l'aspect d'un poisson est tellement important qu'il faut en tenir compte si l'on veut commercialiser au mieux sa production aquacole. Certains tilapias comme *Oreochromis hornorum* et *O. vulcani* ont une couleur de peau très foncée qui s'exprime aussi dans leurs hybrides. La réticence des consommateurs par rapport à ce patron de coloration doit faire réfléchir les aquaculteurs. (Wohlfarth *et al.*, 1981.) Sur l'île de la Réunion, la popularité des «tilapias rouges» réside dans la ressemblance avec des espèces marines comme la brème de mer (*Chrysophrys auratus*) et le red snapper. (*Lutjanus campechanus*)

Des hybrides comme le "Red Florida" ont été créés à partir d'un mutant rouge d'*Oreochromis mossambicus* mâle (espèce résistante aux variations de salinité, mais ayant une croissance médiocre) avec une femelle *O. hornorum*. Le but a été d'élaborer une souche portant la mutation

rouge et possédant une bonne croissance. (Behrends *et al.*, 1983, Behrends et Smitherman, 1990, *in* Baroiller, 1994.) Les mauvaises caractéristiques de cet hybride en F₁ (faible croissance et mauvaise tolérance au froid) ont poussé les croisements un peu plus loin.

Le «Red Florida» a été croisé avec *O. aureus* et *O. niloticus* pour améliorer ses performances de croissance.

C'est ainsi que le «gueule rouge», hybride F_n constitué de quatre espèces du genre *Oreochromis* a été créé. (**Figure 1**, *in* Baroiller, 1994.)

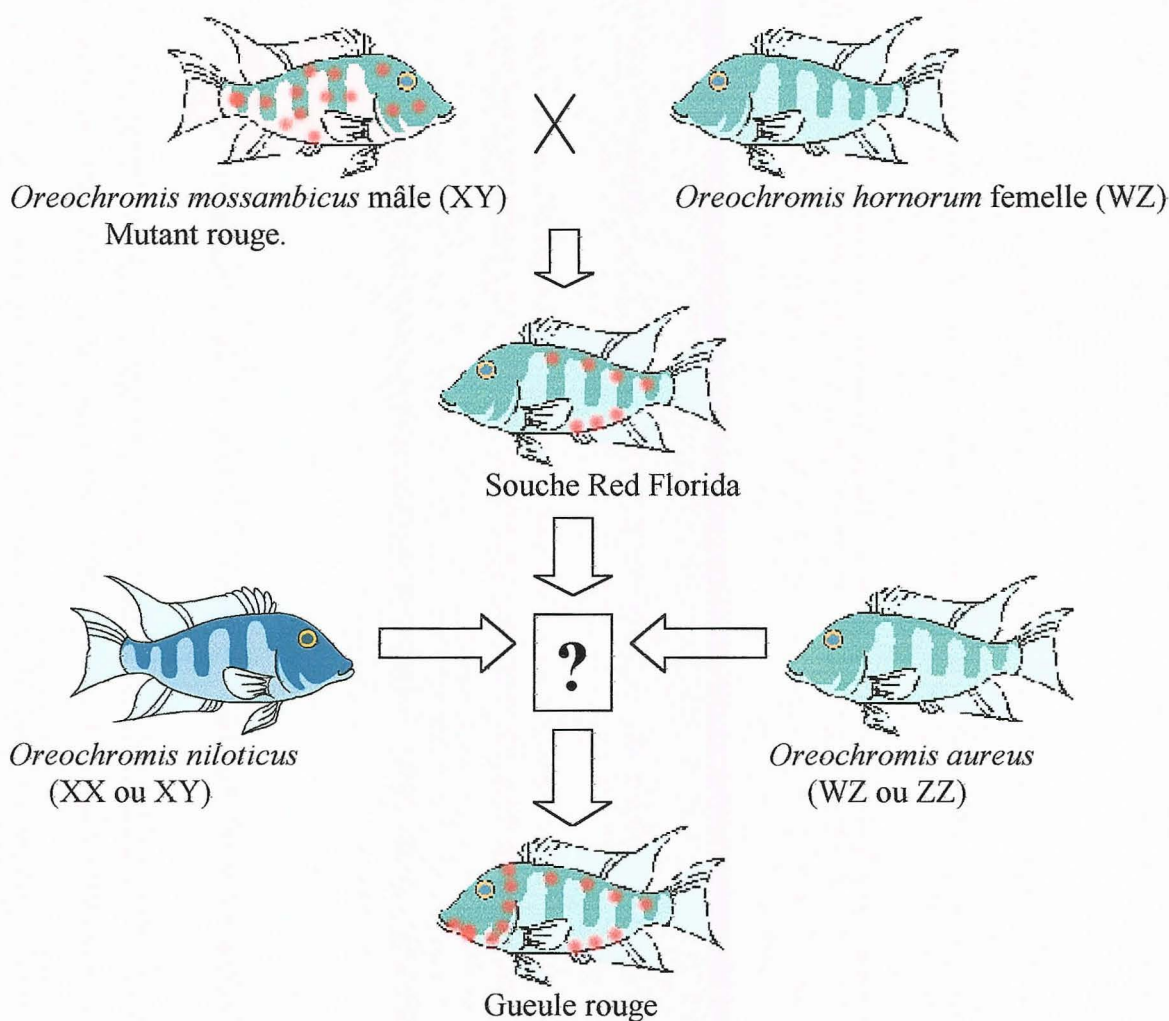


Figure 1 : Origine de la souche « Gueule rouge » de l'Ile de la Réunion.
(Source : Baroiller, 1994.)

Le cas de l'Ile de la Réunion n'est pas isolé. Ainsi, au Venezuela, les hybrides de tilapia rouge (souche Red Florida x *Oreochromis urolepis hornorum*) ont été croisés en retour (backcross) avec des lignées ancestrales afin d'améliorer la croissance et la forme du corps tout en préservant la couleur rouge. (Rapport FAO non publié, *in* Bartley, 1997.)

6) Amélioration de la capture.

Dans le cas d'élevages en étangs artificiels, il peut être intéressant de pêcher les poissons en un minimum de coups de filets et surtout d'être sûr qu'il ne reste plus un seul individu dans la structure d'élevage si l'on compte aleviner à nouveau. Le tilapia *O. niloticus* est réputé pour son côté "battant" lorsque l'on essaie de le capturer. Lovshin *et al.* en 1977 (*in* Lovshin, 1982.) font part dans leurs travaux, de la plus grande facilité à pêcher les hybrides d'*O. niloticus* x *O. hornorum* (populations exclusivement mâles) par rapport à *O. niloticus*. Ce caractère de meilleure capturabilité est probablement hérité du parent *O. hornorum*.

La comparaison entre la capture d'individus mâles d'*O. niloticus*, d'*O. aureus* et d'hybrides de ces espèces est elle aussi concluante. Dans des bassins similaires de 400 m², en moyenne 2 % de la population d'*O. niloticus* ou d'*O. aureus* est capturée au premier passage de la seine, tandis que 50 % des hybrides sont attrapés dans les mêmes conditions. (Lovshin, 1982.)

L'hybride *Cyprinus carpius* x *Labeo rohita* outre ses qualités excellentes de croissance pour l'élevage en pisciculture est un animal qui se laisse facilement attraper lors d'une pêche. (Khan *et al.*, 1990.)

Donaldson *et al.* (1957) ont démontré que l'hybride inter-souches de l'espèce de truite *Oncorhynchus clarkii* (cutthroat trout) se laisse plus facilement attraper que les souches parentales.

Tave *et al.* (1981) ont prouvé que l'hybride de poisson-chat *Ictalurus punctatus* femelle x *I. furcatus* mâle est, lui aussi, plus facilement pêché.

Les résultats suivants viennent confirmer cette affirmation :

Tableau 2 : Abondance relative des individus au sein d'une population et proportion d'individus attrapés à l'issue d'une pêche chez deux espèces de poissons-chats et leurs hybrides réciproques.

Groupe	Abondance relative. (%)		Proportion dans la prise. (%)	
	Nombre	Masse	Nombre	Masse
<i>Ictalurus punctatus</i>	9.07	9.23	2.67	1.53
<i>Ictalurus furcatus</i>	32.82	28.65	22.67	17.32
<i>Ictalurus punctatus</i> femelle x <i>Ictalurus furcatus</i> mâle	29.54	37.44	57.33	63.85
<i>Ictalurus punctatus</i> mâle x <i>Ictalurus furcatus</i> femelle	28.57	24.68	17.33	17.30
Total	100.00	100.00	100.00	100.00
Espèces parentales	41.89	37.88	25.34	18.85
Hybrides	58.11	62.12	74.66	81.15
Total	100.00	100.00	100.00	100.00

Source : Tave *et al.* (1981).

Les individus hybrides sont plus facilement pêchés et le sens de croisement *I. punctatus* femelle x *I. furcatus* mâle semble plus intéressant pour ce caractère de capturabilité.

7) Stock pour une population sauvage.

Les hybrides peuvent aussi être utilisés pour améliorer les résultats d'une pêcherie en milieu sauvage. Moav *et al.* (1978) ont piloté un programme dans lequel des souches de géniteurs ont été isolées pour se croiser avec des populations locales de poissons, dans le but de produire des hybrides avec une croissance plus rapide. Ces hybrides devaient ainsi augmenter le gain financier des pêcheurs. L'hybride Splake (Cf. I 4 d)) ou l'hybride *Morone chrysops* x *M. saxatilis* sont des exemples de poissons produits pour remplacer ou soutenir un stock naturel. (Tave, 1986.)

II- Problèmes rencontrés lors de la conception des hybrides.

1) Perte au niveau de la reproduction.

- Des gamètes non réduits (améiotiques) et autres problèmes rencontrés lors de la méiose.

Chez les hybrides inter-spécifiques, il n'est pas rare d'obtenir des gamètes non réduits. Pour les cyprinodontiformes, les hybrides créés entre *Oryzias curvinotus*, *O. luzonensis* ou *O. celebensis* avec *O. latipes* sont stériles pour les mâles et faibles productrices d'ovules diploïdes améiotiques pour les femelles. Les quelques œufs produits qui subissent la méiose conduisent à des descendants aneuploïdes (nombre supérieur ou inférieur de chromosomes par rapport aux espèces parentales) non viables. (Chevassus, 1998.)

Les œufs diploïdes étant les seuls à donner des embryons viables après fécondation, (individus 3n) il est difficile d'obtenir des hybrides viables au-delà de la F₁.

Tout dépend de ce que l'on recherche, mais si les caractères de la F₁ ne sont pas satisfaisants (d'un point de vue rentabilité de l'exploitation), cela pose un réel problème.

- Faible production d'alevins hybrides.

Dans un article de Wohlfarth (1994), plusieurs exemples sont recensés.

Qu'il s'agisse du croisement *O. niloticus* x *O. aureus* ou *O. niloticus* x *O. macrochir*, la production d'alevins a été largement plus faible que ce que l'on espérait au départ. Ces problèmes semblent incompatibles avec une production de masse rentable. De plus, ce croisement génère une descendance abondante de mâles hybrides avec une coloration foncée, ce qui est mal accepté par les consommateurs.

D'autres exemples vont dans ce sens. D'après Mires (1982), les raisons principales de la faible production d'alevins de tilapias hybrides en étang d'élevage sont les suivantes : une densité insuffisante de géniteurs, une incompatibilité dans les croisements interspécifiques, un sex-ratio des géniteurs mal approprié, des techniques de ponte inadéquates et une forte mortalité des alevins.

Les croisements interspécifiques entre *Salvelinus fontinalis* et *S. namaycush* (hybride Splake) conduisent par le jeu de l'hérédité de gènes létaux à une faible production d'alevins au cours des générations successives. Ainsi Ayles en 1974 (*in* Chevassus, 1998.) calcule que l'hérédité pour la mortalité par hydropisie du sac vitellin chez les alevins hybrides de troisième génération est de 0,76, ce qui implique une forte mortalité chez ces derniers. Une légère dépression de viabilité des F₂ est également observée par Ihssen en 1978 (*in* Chevassus, 1998.) chez ce même hybride : la mortalité des alevins par hydropisie passe de 7 % chez les F₁ à 23 % chez les F₂.

2) Réussite incomplète pour l'obtention de populations monosexes.

L'hybridation entre des espèces de tilapias, dans le but de produire une descendance exclusivement mâle, a été considérée pendant un moment, comme une méthode prometteuse pour augmenter la production. Cependant, de nombreux résultats démontrent que si la théorie fonctionne bien, en pratique, on n'obtient pas 100 % de mâles.

Ainsi, Wohlfarth en 1994, constate que des croisements de masse entre des femelles *O. niloticus* et des mâles *O. aureus* ne génèrent pas une progéniture exclusivement masculine ; la proportion de mâles variant de 59 à 81 %. Cette proportion est variable même si les souches parentales sont choisies dans des populations sauvages donc «pures». Dans ces conditions, il est difficile d'utiliser ces hybrides pour la commercialisation à grande échelle. Ces échecs sont en partie imputables au déterminisme complexe du sexe de ces espèces.

3) Une croissance des hybrides plutôt médiocre.

Lorsque l'hybridation est tentée entre deux individus d'espèces ou de genres différents afin de sélectionner des caractères de résistance à un facteur du milieu particulier ou le monosexage, ceci se fait souvent au détriment de la croissance. Cette remarque est encore plus vraie lorsque des F_2 sont créés chez des hybrides.

L'utilisation des individus F_2 de tilapias hybrides (*O. aureus* x *O. niloticus*) est généralement évitée, car leur croissance moyenne est plus lente, et les variations interindividuelles pour ce caractère sont extrêmement importantes. (Wohlfarth, 1994.)

Des résultats similaires ont été observés dans des croisements du type *O. macrochir* x *O. niloticus*. Si en F_1 , il semble que la croissance des individus soit meilleure que celle de la souche parentale la moins performante (ici *O. macrochir*), il n'en est pas de même en F_2 ou en F_3 . (super back-cross) Les souches pures d'*O. niloticus* grossissent plus vite que les souches pures d'*O. macrochir* et que les hybrides F_2 et F_3 issus des croisements de ces espèces. (Micha, 1996.)

4) Une résistance à la salinité encore incomplète.

Falguiere *et al.* (1994.) rapportent différentes expérimentations effectués sur le tilapia rouge (dénommé « Saint-Pierre ») en Martinique. (souche importée des USA sous le nom de « Red Florida ») Le déséquilibre osmotique subi par ces poissons lors d'un transfert direct dans l'eau de mer n'est pas bien vécu par ces individus. L'accoutumance progressive de cette souche à la salinité est elle aussi peu encourageante. Si d'un point de vue physiologique les poissons semblent bien adaptés, les performances zootechniques sont plutôt mauvaises. (croissance fortement ralentie, problèmes parasitologiques importants avec des monogènes du type *Neobenedenia melleni*)

D'autres résultats vont dans ce sens. Ainsi pour Watanabé *et al.* (1996), une contrainte importante pour l'élevage des tilapias de la souche « Red Florida » en eau de mer est leur sensibilité accrue aux monogènes *Neobenedenia melleni*. Le passage des poissons dans une eau à 18 ‰ pendant 72 heures suffit à supprimer les parasites, mais la présence des œufs de monogènes, beaucoup plus résistants que les adultes aux stress hyposalins, reste toujours une menace pour le pisciculteur. Des études récentes ont cependant montré que l'on pouvait détruire définitivement ces œufs par une exposition à 15 ‰ pendant cinq jours, mais cette contrainte montre bien les limites de l'élevage de ces poissons en milieu salin.

5) Une fréquence variable des phénomènes d'hétérosis.

Les programmes d'hybridation recherchent à améliorer le plus rapidement possible les performances d'un animal en profitant de l'effet d'hétérosis. Si de nombreux résultats sont encourageants (Cf. I), il existe des croisements pour lesquels les gains sont très minimes.

Ainsi le croisement entre le saumon chum (*Oncorhynchus keta*) et le black-bass à grande bouche (largemouth bass = *Micropterus salmoides*) ne conduit pas à un effet d'hétérosis significatif pour la croissance. (Dunham, 1995.)

Des études d'hybridation chez le poisson-chat (*Ictalurus sp.*) montrent que 80 % des hybrides F₁ souche d'élevage x souche d'élevage présentent un effet positif de l'hétérosis, contre 30 % pour les hybrides F₁ souche d'élevage x souche sauvage. (Smitherman et Dunham, 1985, in Tave, 1986.)

Une manière d'améliorer les chances de produire des hybrides intraspécifiques F₁ est donc de profiter de l'effet positif de l'hétérosis en croisant des poissons issus de souches d'élevage plutôt que d'utiliser des croisements à partir de souches sauvages.

Enfin, chez le Red Florida (souche de tilapia hybride de couleur rouge), la recherche d'un quelconque effet d'hétérosis n'a globalement pas abouti, ou de manière non significative. Chez l'hybride à l'origine de la souche Red Florida, les mauvaises performances de croissance en F₁ sont liées à la mauvaise croissance de l'espèce parentale *O. mossambicus*. (Lovshin, 1982, in Baroiller 1994.)

6) Risque de contamination par les hybrides en milieu sauvage et en élevage.

La production d'individus hybrides en élevage est confrontée à un problème important : la similitude au niveau de la morphologie des individus hybrides est forte par rapport aux souches parentales. Ainsi, les hybrides de tilapia produits par les croisements *Oreochromis mossambicus* x *O. hornorum* et *O. niloticus* x *O. aureus* sont difficiles à distinguer par rapport à leurs parents même pour des observateurs confirmés. Les chances de contamination des stocks parentaux de souche pure avec ces hybrides sont augmentées.

Par contre, pour les hybrides *O. niloticus* x *O. hornorum*, il est assez aisé de les distinguer par rapport aux souches parentales lorsque ces derniers atteignent une taille de 10-15 cm. Les différences d'apparence physique permettent aux pisciculteurs de déterminer aisément la présence de lots de reproducteurs contaminés ou d'hybrides mâtures dans les étangs de pisciculture. (Lovshin, 1982.)

Pour le milieu sauvage, le danger de la production d'hybrides est bien réel. Si les hybrides de poissons ont un avenir prometteur au niveau des possibilités nombreuses qu'ils offrent aux aquaculteurs et aux pays en voie de développement, la fertilité assez répandue de ces individus est problématique dans certains cas.

Dans le cas de l'hybride Nilatiron (croisement *O. niloticus* x *S. melanotheron*), on comprend bien qu'un individu qui grossit vite, adapté aux variations de salinité et qui de surcroît est fertile, pourra coloniser de nombreuses niches écologiques, supplantant ainsi les espèces sauvages autochtones.

7) Perte des caractères sélectionnés.

La fabrication d'hybrides a pour but de créer des individus plus performants en favorisant un caractère particulier. (couleur, croissance...) Parfois, ce caractère d'intérêt commercial se perd, ce qui abaisse la rentabilité des élevages.

Ainsi, chez le « Red Florida », constitué à l'origine par l'hybridation entre un mâle mutant rouge d'*Oreochromis mossambicus* et d'une femelle d'*O. hornorum*, le caractère de coloration est bien présent même en F_2 . Les tentatives d'amélioration de la souche par des systèmes de sélection ont contribué à la perte de certains phénotypes de coloration en contre-sélectionnant les hétérozygotes. (Baroiller, 1994.)

La perte de ces caractères peut être imputée à plusieurs phénomènes présents chez les hybrides.

Le premier problème est celui de la consanguinité.

Souvent, les poissons hybrides sont fabriqués à partir de souches «exotiques introduites». (par rapport au pays dans lequel on se place) Les stocks parentaux étant composés la plupart du temps de peu d'individus (20 en général et c'est souvent un chiffre maximal), la consanguinité est forte dans les différentes fratries et le nombre d'individus homozygotes pour un allèle est augmenté. (Wohlfarth, 1981.)

D'un point de vue théorique, comment les croisements consanguins peuvent-ils augmenter le nombre d'homozygotes ?

Le modèle proposé par Tave (1986) permet d'expliquer cette constatation.

Si l'on considère que pour un locus donné, on a deux allèles A et a, et que les croisements ont lieu à chaque génération entre les individus de génotype AA x AA ; Aa x Aa ; aa x aa, on obtient les fréquences génotypiques et alléliques suivantes au bout d'un grand nombre de générations.

Tableau 3 : Effet de croisements consanguins sur la fréquence génotypique et la fréquence allélique pour un locus donné.

Génération	Fréquence génotypique			Fréquence allélique	
	$f(AA)$	$f(Aa)$	$f(aa)$	$f(A)$	$f(a)$
P_1	0.25	0.5	0.25	0.5	0.5
F_1	0.375	0.25	0.375	0.5	0.5
F_2	0.4375	0.125	0.4375	0.5	0.5
F_3	0.46875	0.0625	0.46875	0.5	0.5
F_4	0.48437	0.03125	0.48437	0.5	0.5
F_5	0.49218	0.015625	0.49218	0.5	0.5
F_6	0.49609	0.007812	0.49609	0.5	0.5
F_7	0.49804	0.003906	0.49804	0.5	0.5
F_8	0.49902	0.001953	0.49902	0.5	0.5
F_9	0.49951	0.000976	0.49951	0.5	0.5
F_∞	0.5	0.0	0.5	0.5	0.5

Source : Tave, 1986.

Au bout de nombreuses générations (F_{∞}), les individus hétérozygotes pour un gène disparaissent. Parfois, l'introgression de gènes de l'un ou de l'autre des parents de l'hybride peut faire baisser les qualités de l'individu produit par la résurgence de caractères de moins bonne qualité.

Ainsi, chez les hybrides *O. niloticus* x *O. macrochir*, les constatations suivantes ont été faites. Les souches pures d'*O. niloticus* grossissent plus vite que celles d'*O. macrochir*.

Le génotype classique d'*O. macrochir* conduit généralement à un taux de croissance inférieur aux hybrides F_1 et F_2 , mais sans différence significative avec les individus F_3 . (back-cross : croisement entre un individu F_2 et une souche parentale pure) Ce résultat tend à confirmer l'hypothèse de Daget et Moreau (1981) selon laquelle l'introgression d'un pool de gènes d'*O. macrochir* dans celui d'*O. niloticus* viendrait abaisser les performances des individus F_3 obtenus. (in Micha, 1996.)

Tous ces problèmes posés par l'hybridation ne peuvent pas être pris comme des éléments négatifs en comparaison des potentiels offerts par les hybrides de poissons. Ils doivent plutôt initier une réflexion chez les pisciculteurs et la communauté scientifique. Pour réussir à produire correctement ce genre d'individus quelques précautions restent à prendre.

III- Protocole pour l'obtention d'hybrides : précautions générales.

1) Choix des souches à croiser.

Si les programmes d'hybridation rencontrent de nombreux problèmes pour produire des individus intéressants d'un point de vue aquacole, il serait important de savoir pourquoi les croisements n'ont pas donné les résultats escomptés. D'après Chevassus (1998), ces échecs sont souvent attribués à un choix inadéquat de populations hybridées. Dans le cas de la production d'hybrides

monosexes (Cf. II 2)), cette caractéristique ne peut pas être considérée comme stable chez les espèces parentales et des variations importantes peuvent être observées selon les populations utilisées, en particulier chez les tilapias.

D'autre part, lorsque l'on cherche à fabriquer des hybrides, il faut savoir que toutes les espèces de poissons ne peuvent pas se croiser entre elles et donner des individus viables. Simplement pour le genre *Oncorhynchus*, Arai (1984,1988) et Ueda et al.(1988) in Chevassus (1998) ont précisé les relations entre les espèces spécifiques du Japon *O. rhodurus* et *O. masou* et les autres espèces circumpacifiques. Des hybrides viables peuvent effectivement être obtenus avec les saumons pink (*O. gorbuscha*), chum (*O. keta*) et chinook (*O. tsawytscha*) mais pas avec les saumons sockeye (*O. nerka*) et coho (*O. kisutch*). D'autre part, Gray et al. (1993) in Chevassus (1998) ont montré l'incompatibilité entre la truite arc-en-ciel et le saumon chum. Les possibilités d'hybridation entre la truite arc-en-ciel et les autres *Oncorhynchus* semblent donc essentiellement limitées aux croisements avec les *Oncorhynchus* japonais.

Les hybridations interspécifiques entre trois familles de Salmonidés sont résumées dans la **figure 2**. (in Chevassus, 1979.)

<div>♀</div> <div>♂</div>		SALVELINUS				SALMO				ONCORHYNCHUS							
		ALPINUS	MALMA	FONTINALIS	NAMAYCUSH	TRUTTA	SALAR	GAIRDNERI	CLARKI	MASOU	RHODURUS	TSAWYTSCHA	NERKA	KETA	GORBUSCHA	KISUTCH	
SALVELINUS	ALPINUS (Char)	C		<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>									
	MALMA (Dolly Varden)		C	<div><div></div><div></div></div>		<div><div></div><div></div></div>		<div><div></div><div></div></div>		<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>		<div><div></div><div></div></div>				
	FONTINALIS (Brook Trout)	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>
	NAMAYCUSH (Lake trout)			<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>					<div><div></div><div></div></div>			<div><div></div><div></div></div>
SALMO	TRUTTA (Brown trout)	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>		<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>		<div><div></div><div></div></div>	
	SALAR (Atlantic salmon)	<div><div></div><div></div></div>		<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>							<div><div></div><div></div></div>	
	GAIRDNERI (Rainbow trout)	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>
	CLARKI (Cutthroat trout)								<div><div></div><div></div></div>	C							
ONCORHYNCHUS	MASOU (Wasou salmon)		<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	
	RHODURUS (Blwa S.)	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	
	TSAWYTSCHA (Chinook S.)											C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>
	NERKA (Isckeye S.)		<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>
	KETA (Chum S.)									<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>
	GORBUSCHA (Pink S.)										<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>
	KISUTCH (Coho S.)			<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>			<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	<div><div></div><div></div></div>	C

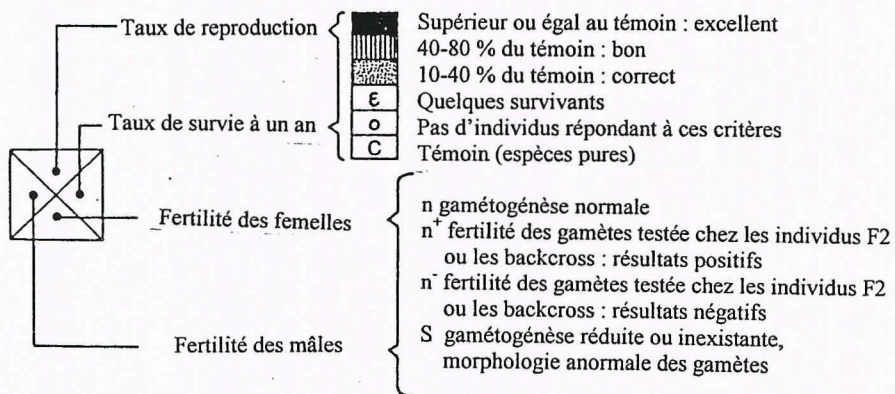


Figure 2 : Viabilité et fertilité des hybrides interspécifiques de Salmonidés entre les genres *Salvelinus*, *Salmo*, et *Oncorhynchus*.
 Source : Chevassus (1979)

De plus, dans l'optique d'une production d'hybrides à grande échelle, un petit nombre de couples d'espèces pures peuvent produire assez de fingerlings pour initier un élevage rentable dans des étangs de pisciculture. (Lovshin, 1982.)

La souche de reproducteur à employer pour effectuer l'hybridation est aussi très importante. Ainsi, Wohlfarth (1994) décrit le croisement entre *O. niloticus* et *O. aureus* pour produire une population monosexue. Deux souches d'*O. niloticus* avaient été utilisées dans ce projet : une souche provenant d'Ouganda et une souche provenant du Ghana. La proportion de mâles dans les hybrides créés à partir de la souche d'Ouganda variait de 52 à 100 %, tandis que pour la souche du Ghana, la descendance était exclusivement mâle. Ces individus issus de croisements avec cette souche d'*O. niloticus* ghanéenne étaient d'une taille marchande acceptable et ce caractère a perduré pendant des années. Il convient tout de même d'apporter un bémol à ces remarques. Le manque de succès de la souche ougandaise par rapport à la souche ghanéenne pouvait être imputable à l'équipe chargée du management des exploitations piscicoles et non pas aux caractéristiques intrinsèques de la souche.

Le choix des individus à croiser est donc très important puisqu'il peut faire échouer tout un programme si l'on ne prête pas attention à ce point.

D'autres conseils théoriques sont importants pour assurer une bonne production et faire perdurer une exploitation de poissons hybrides.

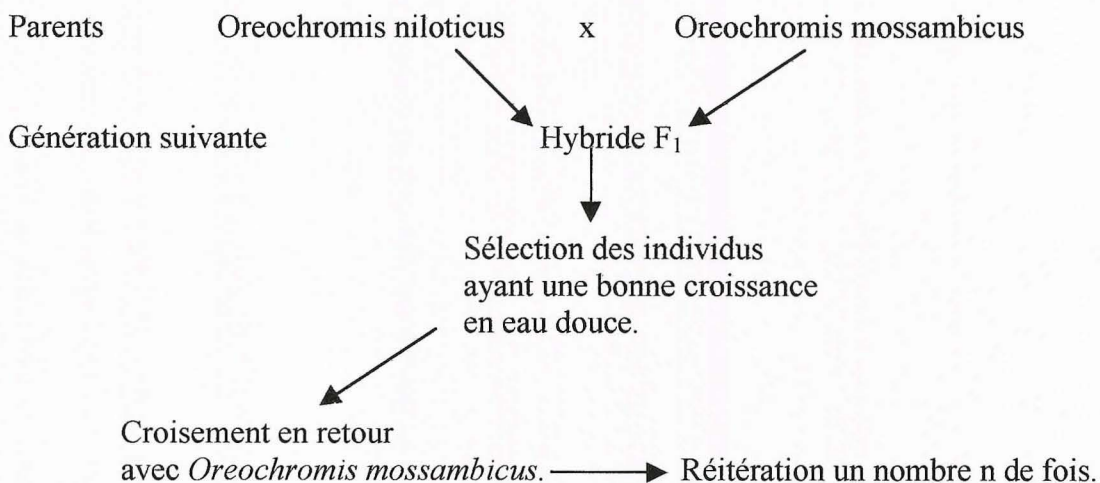
2) Méthodes de sélection.

Les programmes d'hybridation sont généralement associés à des programmes de sélection.

Ainsi, des schémas d'amélioration de souches par l'intermédiaire de l'hybridation utilisent des sélections avant de faire des croisements supplémentaires.

Ceci est le cas du projet lancé aux Philippines sur l'hybride de tilapia molobicus (croisement *Oreochromis niloticus* x *O. mossambicus*). Le parent *O. mossambicus* qui possède les caractéristiques de résistance à la salinité est croisé en retour avec les hybrides F_1 qui ont été sélectionnés pour leurs caractères de bonne croissance en eau douce.

On a donc le schéma de croisement suivant :



Au bout du compte, les individus F_n obtenus au bout de n croisements auront une bonne tolérance à la salinité (héritage des croisements successifs avec *O. mossambicus*) et une bonne croissance. (sélection successive des hybrides sur ce critère) L'hybride F_n obtenu aura un génome constitué pour la majorité de gènes d'*O. mossambicus* et pour une minorité de gènes d'*O. niloticus*. (Rosario, 1999.)

L'hybridation peut donc très bien s'inscrire dans des schémas de sélection tout à fait classiques et accélérer l'amélioration d'une souche.

3) Surveiller les stocks de parentaux par rapport aux hybrides.

Les essais de production de masse d'individus hybrides se sont heurtés à des problèmes de dégénérescence. Lorsque l'on creuse un peu le problème, on se rend compte que les soins pour séparer les individus hybrides des souches parentales pure n'avaient pas été pris. Même si la séparation des individus se heurte à un problème de coût, les pollutions génétiques ne peuvent être évitées que par ce moyen. Le problème financier se pose encore plus lorsque l'une des espèces parentales possède une faible valeur commerciale. (Baroiller, 1994.)

4) Faire des croisements réciproques.

Sans tomber dans l'excès de toutes les combinaisons possibles, il est souvent très judicieux d'effectuer des croisements réciproques. Par croisement réciproque, on entend les deux possibilités suivantes pour fabriquer un hybride : femelle A x mâle B et femelle B x mâle A. Les hybrides réciproques sont rarement les mêmes et ces croisements sont donc très importants.

L'exemple du croisement entre *Ictalurus punctatus* et *I. furcatus* est assez parlant. L'hybride *Ictalurus punctatus* femelle x *I. furcatus* mâle est beaucoup plus performant que le croisement réciproque tant d'un point de vue de croissance, d'attrapabilité, de conversion de nourriture, de rendement carcasse ou de facilités d'élevage. (Tave, 1986.)

Ne pas faire de croisement réciproque, c'est donc prendre le risque de rater l'hybride le plus performant.

L'avantage d'un hybride sur l'autre tient souvent à un effet paternel ou maternel des souches parentales de l'hybride.

5) Techniques à employer.

Dans certains cas (espèces très proches), l'hybridation peut se faire de façon naturelle, mais si l'on cherche à gérer au mieux son stock de poissons hybrides, la fécondation artificielle s'impose.

D'autres fois, des différences de comportement, de répartition géographique, des incompatibilités mécaniques, etc. empêchent la reproduction naturelle entre les deux espèces parentales et l'emploi de la fécondation *in vitro* se justifie. C'est cette méthode appliquée au cas du tilapia qui va être décrite ci-dessous. Ce protocole reste valable dans ses grandes lignes, même pour d'autres espèces de poissons.

☞ Identification des géniteurs et des moments propices pour le stripping.

Avant de récupérer les gamètes, il faut que les géniteurs soient prêts.

Pour les femelles, cela se remarque par une dilatation de la papille génitale et un caractère rebondi des flancs traduisant la présence éventuelle d'ovocytes.

Les mâles doivent avoir une papille apparente et être spermiantes pour pouvoir participer à la reproduction.

☞ **Le stripping proprement dit.**

Les individus anesthésiés sont sortis de l'eau et enveloppés dans une serpillière. Ensuite, une pression douce est exercée au niveau des ovaires pour les femelles et des testicules pour les mâles. Le sperme est recueilli à la seringue et les œufs dans une barquette plastique.

☞ **Fécondation.**

Le sperme est versé sur les ovocytes, puis les spermatozoïdes sont activés par de l'eau. une agitation de deux minutes correspondant à la durée du pouvoir fécondant est effectuée. Ensuite, les ovocytes ainsi fécondés subissent des rinçages successifs par ajout d'eau et élimination après agitation.

☞ **Incubation.**

Les œufs fécondés sont placés dans des bouteilles d'incubation du type Mac Donald. (Cf. **figure 3**) Ce système d'incubation permet de brasser les œufs grâce à un mouvement d'eau de bas en haut. Il évite ainsi la présence de zones mortes et assure une bonne oxygénation

☞ **Eclosion.**

Une fois les œufs éclos, les alevins passent par le trop plein et se retrouvent dans les paniers de récupération. Les jeunes sont ensuite placés en aquarium pour un pré-grossissement.

6) Vérification des caractères attendus.

Maintenant que les individus hybrides ont été produits, il convient d'évaluer si les caractères de croissance, de résistance à la salinité, à la température... sont présents chez ces poissons. D'une façon générale, la résistance d'un individu à un caractère du milieu pourra être évaluée en comptabilisant le nombre de morts d'un échantillon de population issu d'une même fratrie, quand celui-ci est placé en conditions extrêmes. (salinité élevée, température basse...)

Nous décrirons ici un test de salinité et un test de thermotolérance en gardant à l'esprit que les principes généraux des protocoles peuvent être applicables pour tester la résistance aux faibles taux d'oxygène, aux métaux lourds...

Les tests doivent être simples, faciles à mettre en œuvre et aisément reproductibles.

☞ **Test de salinité.**

Lemarié (1998) a élaboré un test de salinité pour évaluer les performances de l'hybride de tilapia *O. niloticus* x *S. melanotheron*. Les résultats de cette expérimentation n'ont pas toujours répondu aux attentes des chercheurs, mais le protocole général est intéressant à présenter.

Dans un premier temps, les individus sont pêchés au hasard puis sont répartis un par un dans des bacs d'essais. Ensuite, les aquariums de test sont vidangés à moitié et complétés avec de la saumure pour ajuster le mélange à la salinité requise, le plus rapidement possible.

A partir de ce temps t_0 , les individus morts sont comptabilisés pour des intervalles de temps réguliers. La période d'essai dure de dix à quinze jours et les survivants sont replacés en eau douce à la fin du test.

Ces mesures sont effectuées sur les individus hybrides, mais aussi sur les souches parentales afin de comparer les résultats à un lot témoin.

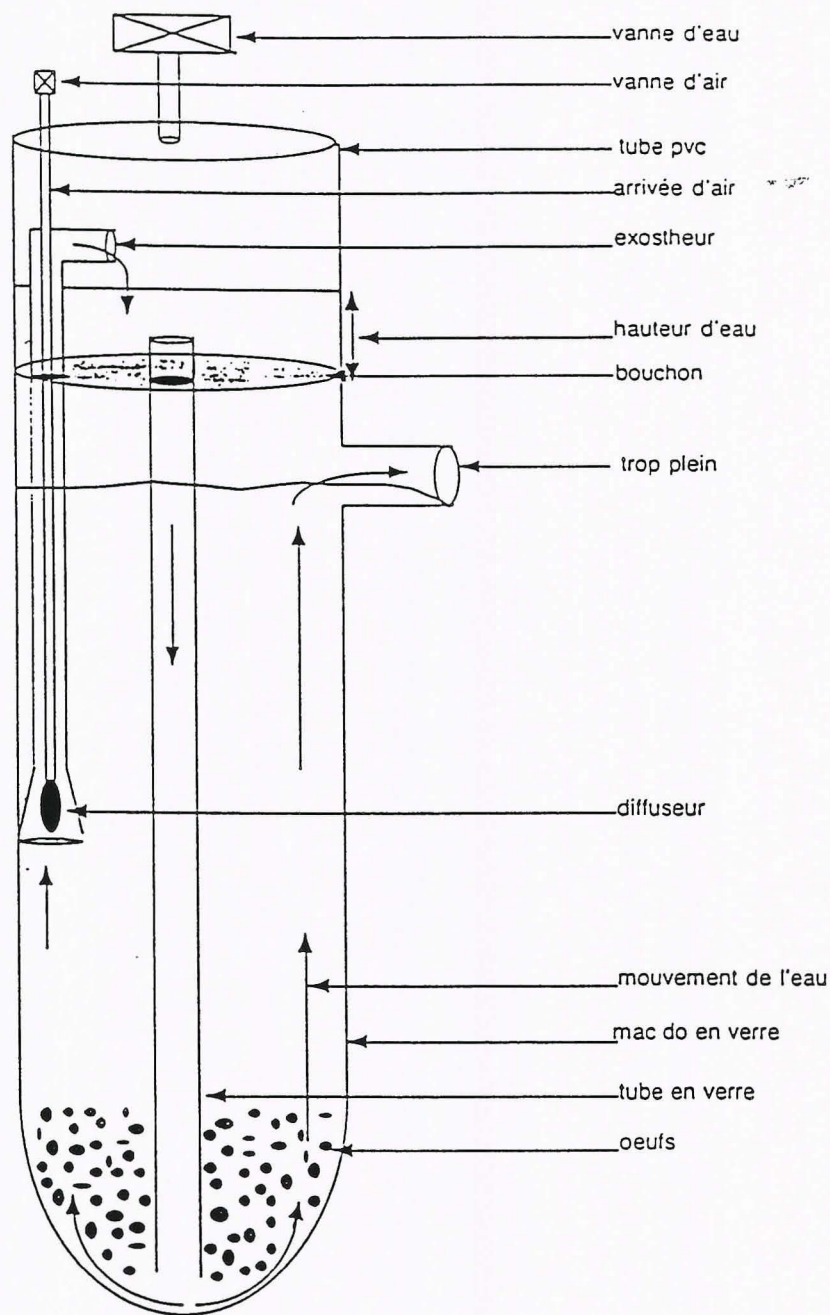


Figure 3

Incubateur pour la balnéation hormonale mis au point par DELAGRANGE (1995)

Dans le cadre de la reproduction artificielle d'hybridation on n'utilise l'incubateur qu'en circuit fermé, c'est-à-dire qu'aucun apport exogène n'est effectué, seule l'eau est en mouvement, assurant un brassage permanent des oeufs.

☞ **Test de thermotolérance.**

Lovshin (1982) décrit succinctement un test pour mesurer la tolérance au froid des tilapias *O. aureus*, *O. niloticus*, *O. hornorum* et de leurs hybrides. Tous les poissons testés ont été acclimatés à 21°C et la température a été abaissée au rythme de 0,8°C/heure, jusqu'à enregistrer 50 % de mortalité. Les résultats de ce test ont permis de suggérer que la tolérance au froid est une caractéristique spécifique d'*O. aureus* qui est probablement transmise à ses hybrides. (*O. aureus* x *O. niloticus* et *O. aureus* x *O. hornorum*)

☞ **Contraintes à prendre en compte lors de la réalisation de ces tests.**

De façon générale, les tests à mener pour évaluer les performances des hybrides doivent tenir compte des problèmes socio-économiques du pays. Prenons l'exemple hypothétique d'un scientifique, qui, après études, met au point un test efficace pour évaluer les performances d'un hybride. Il obtient les résultats suivants : à trente jours, les individus testés sont suffisamment représentatifs (d'un point de vue statistique) pour affirmer que le caractère de résistance perdurera une fois que les poissons auront atteint la taille marchande. De son côté, le pisciculteur, ne peut pas se permettre, d'un point de vue financier, d'élever des individus peu résistants jusqu'à l'âge de trente jours. Il peut seulement le faire jusqu'à l'âge de quinze jours. Dans ces conditions, scientifiques et pisciculteurs doivent trouver un compromis acceptable aussi bien d'un point de vue biologique qu'économique. Il faudra par exemple définir un indice de confiance pour les valeurs du test qui sont inférieures à trente jours.

DISCUSSION

Après ce panel assez rapide des possibilités offertes par les hybrides, il est important de revenir sur certains points.

Si dans une première approche, l'hybridation chez les poissons permet de nombreuses améliorations, il faut rester conscient de ce qui est réellement envisageable pour une espèce donnée. L'amélioration par le biais de l'hybridation, ne doit pas être opérée sur un trop grand nombre de caractères si l'on veut être réaliste. En effet, il faut avoir à l'esprit que les effets d'hétérosis rapportés dans la littérature sont plutôt anecdotiques. Beaucoup de résultats tendent même à infirmer l'hypothèse d'un quelconque effet d'hétérosis.

De plus, lorsque l'hybridation est pratiquée, il est préférable d'être informé des dangers potentiels que ces individus peuvent représenter pour l'environnement. Les programmes d'hybridation ne doivent donc pas être confiés à des "apprentis sorciers".

Enfin, pour clôturer ces quelques remarques, il est important d'avoir en tête que les caractéristiques zootechniques des hybrides sont souvent intermédiaires à celles des souches parentales.

CONCLUSION

Nous avons vu que l'hybridation permet d'améliorer rapidement des souches d'intérêt commercial en ajoutant des caractères de résistance aux facteurs environnementaux (température, salinité, viroses...) et en perfectionnant les caractéristiques d'élevage. (croissance, reproduction, capturabilité...)

Cependant, les résultats ne sont pas toujours à la hauteur des espérances des aquaculteurs et il convient donc de suivre des protocoles bien précis. (choix des souches, surveillance des stocks de poissons, sélection...)

Il est préférable aussi de ne pas voir dans l'hybridation une solution toute faite pour régler les problèmes rencontrés par les aquaculteurs. Avant de se lancer dans de tels programmes, mieux vaut vérifier si la sélection ne suffirait pas à améliorer la production.

Par exemple, avant de s'être lancé dans l'hybridation entre *Sarotherodon melanotheron* (résistant à la salinité) et *Oreochromis niloticus* (bonne croissance), les vérifications suivantes ont été effectuées :

- Est-il possible de sélectionner une souche de *S. melanotheron* à forte croissance ?
- Est-il possible de sélectionner une souche d'*O. niloticus* ayant une bonne résistance à la salinité ?

Ayant répondu à ces deux interrogations par la négative, un programme d'hybridation a été lancé. Le mot de la fin sera donc : en s'armant de beaucoup de patience et de soin, l'hybridation a donc un bel avenir devant elle.

BIBLIOGRAPHIE

- 1) AVELLA M., DOUDET T., 1996. Physiological adaptation of *Oreochromis niloticus* and *O. aureus* to salinity, p. 461-470. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias and D. Pauly (eds) The third International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 575p.
- 2) BAROILLER J. F., septembre 1994. Recherche et mise au point de techniques de production de populations monosexes mâles chez le tilapia rouge, souche Red Florida. 92 pages
- 3) BAROILLER J. F., octobre 1997. Hybridation intergénérique des tilapias, Action Thématique Programmée 1998 (ATP) Montpellier, CIRAD-EMVT, 23 p. (Document interne)
- 4) BAROILLER J. F., TOGUYENI A., 1993. Comparaison des effets d'un stéroïde naturel, 11 β -hydroxyandrostenedione (11 β OHA4) et d'un androgène de synthèse, 17 α méthyltestostérone (17 α MT) sur le sexe-ratio chez *Oreochromis niloticus*. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias and D. Pauly (eds) The third International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 575p.
- 5) BARTLEY D. M., 1998. Genetics and breeding of aquaculture species. In Proceedings of the seminar of the Centre International de Hautes Etudes Agronomiques Méditerranéennes (CIHEAM) Network on Technology of Aquaculture in the Mediterranean (TECAM), Zaragoza, Spain, 28-29 April 1997. Cahiers-Options-Méditerranéennes, 34 : 13-30 ; 58 ref.
- 6) BARTLEY D. M., RANA K., IMMINK A. J., December 1997. The use of interspecies in aquaculture and their reporting to FAO. *FAO Aquaculture Newsletter, FAN*, number 17, p.7-13.
- 7) BEZAULT E., 1999. Etude de la conservation de locus microsatellites chez les Tilapias et application à l'analyse de la ségrégation méiotique chez les hybrides inter-génériques (*O. niloticus* x *S. melanotheron*). Mémoire pour l'obtention du diplôme d'études supérieures de sciences naturelles, université Paris VI, 40p.+ annexes.
- 8) CHAPPEL, J. A. 1979. An evaluation of twelve genetic groups of catfish for suitability in commercial production. Doctoral Dissertation, Auburn Univ., AL.
- 9) CHEVASSUS-AU-LOUIS B., 1979. Hybridization in salmonids : Results and perspectives. *Aquaculture* 17, 113-128.
- 10) CHEVASSUS-AU-LOUIS B., 1998. Modification du phénotype sexuel et du mode de reproduction chez les poissons Salmonidés : inversion sexuelle hormonale, gynogénèse, hybridation interspécifique et polyploïdisation. Thèse de docteur en sciences, université Paris XI, Orsay, France, 162p.
- 11) DAGET, J. and MOREAU, J. 1981. Hybridation introgressive entre deux espèces de *Sarotherodon* (Pisces, Cichlidae) dans le lac de Madagascar. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris)* 4(4) : 689-703.
- 12) DONALDSON, L. R., HANSLER, D. D. and BUCKRIDGE, T. N. 1957. Interracial hybridization of cutthroat trout, *Salmo clarkii*, and its use in fisheries management. *Trans. Am. Fish. Soc.* 86 (1956), 350-360.
- 13) DUNHAM, R. A. ,1987. American catfish breeding programmes. In Tiews, K. (ed.), Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture of Fish and Shellfish, Vol. 2. FAO European Inland Fisheries Advisory Commission and International Council for the Exploration of the Sea, Rome, Italy and Copenhagen, Denmark, pp. 407-416.
- 14) DUNHAM, R. A. ,1995. The Contribution of Genetically Improved Aquatic Organisms to Global Food Security. Thematic paper presented to the Japan/FAO International Conference on Sustainable Contribution of Fisheries to Food Security, 4-9 December, Kyoto, Japan.
- 15) DUNHAM, R. A. and SMITHERMAN, R. O. 1983. Response to selection and realized heritability for body weight in three strains of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, grown in earthen ponds. *Aquaculture* 33, 89-96.

- 16) FALGUIERE, J. C., DENIS, O., VIANAS, V., LEROUX, A., SEVERE, A. & BOEUF, G. 1994. Seawater adaptation in red tilapia hybrid reared in freshwater in fresh west Indies. Evaluation de la capacité d'adaptation à l'eau de mer de la souche hybride de tilapia rouge exploitée en eau douce aux Antilles françaises. In : Le Robert Martinique ; Plouzane, France.
- 17) GJERDE B., RYE M., 1998. Design of breeding programmes in aquaculture species : possibilities and constraints. In Proceedings of the seminar of the Centre International de Hautes Etudes Agronomiques Méditerranéennes (CIHEAM) Network on Technology of Aquaculture in the Mediterranean (TECAM), Zaragoza, Spain, 28-29 April 1997. Cahiers-Options-Méditerranéennes, 34 : 181-192 ; 58 ref.
- 18) GORSHKOVA, G. S. GORSHOVA, GORDIN, H. and KNIBB, W., 1996. Kariological studies in hybrids of Beluga *Huso huso* (L.) and the Russian sturgeon *Acipenser guldenstati* Brant. Isr. J. Aquacult. Bamidgeh 48: 35-39.
- 19) GREY, A. K., M. A. EVANS and THORGAARD, G. H., 1993. Viability and development of diploid and triploid salmon hybrids. Aquaculture 112: 125-142.
- 20) HORN, J. L., 1981. Spawning success, fecundity and egg size in seven genetic groups of four-year-old channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque). Master's Thesis, Auburn Univ., AL.
- 21) HULATA, G., 1995. The history and current status of aquaculture genetics in Israel. Isr. J. Aquacult. Bamidgeh, 47 : 142-154.
- 22) JUBB, R. A., 1967. Freshwater fishes of southern Africa. A.A. Balkema, Cape town.
- 23) KHAN, H. A., GUPTA S. D., REDDY P. V. G., TANTIA M. S., KOWTAL G. V., 1990. Production of sterile intergeneric hybrids and their utility in aquaculture and stocking. In P. KESHAVANATH, K. V. RADHAKRISHNAN (eds), Carp Seed Production Technology. Special Publication of the AFS No 2. Asian Fisheries Society, Mangalor, India, pp. 41-48.
- 24) KOCHER D. T., 1997. Introduction to the Genetics of Tilapia. *Tilapia Aquaculture*, Proceedings from the Fourth International Symposium on Tilapia in Aquaculture, November 9-12, NRAES-106, Volume 1, 61-64.
- 25) LAHAV, M. and LAHAV E., 1990. The development of all-male tilapia hybrids in Nir David. Isr. J. Aquacult. Bamidgeh 42: 58-61.
- 26) LEA MASTER, B. R., BROCK, J.A., FUJIOKA, R. S. & NAKAMURA, R.M.S., 1990. Hematologic and blood chemistry values for *Sarotherodon melanotheron* and a red hybrid tilapia in freshwater and seawater. *Comp. Biochem. Physiol.*, a, no 4 : pp. 111-116.
- 27) LEMARIE, G., octobre 1999. Essai de caractérisation de la résistance à la salinité des souches parentales et hybrides des genres *Oreochromis niloticus* et *Sarotherodon melanotheron*. Action Thématique Programmée 1998 (ATP) Montpellier, CIRAD-EMVT, INRA, IFREMER (Station de Palavas les Flots), 14 p. + annexes. (Document interne)
- 28) LOVSHIN, L.L. 1982. Tilapia hybridization, p. 279-308. In R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnel (eds.) The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- 29) MICHA J.-C., CUVELLIER R., TILQUIN CH., MURAILLE B., BOURGOIS M., FALTER U., 1996. Comparative growth of hybrids (F1, F2 and F3) of *Oreochromis niloticus* (L.) and *O. macrochir* (Bigr.), p. 354-360. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias and D. Pauly (eds) The third International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 575p.
- 30) MIREs, D. 1982. A study of the problems of the mass production of hybrid tilapia fry, p. 317-329. In R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnel (eds.) The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- 31) MOAV, R., BRODY, T. and HULATA, G. 1978. Genetic improvement of wild fish populations. Science 201, 1090-1094.

32) NGAGNE M., 1992. Essais d'obtention d'Hybrides intergénériques entre *Oreochromis niloticus* et *Sarotherodon melanotheron*, Mémoire de fin d'Etude pour l'obtention du D.H.E.T. Option Ichtyologie Appliquée, septembre 1992, 57 p. + Tabl. Mat.

33) OWUSU-FRIMPONG M., BEHREND L. L., HARGREAVES J. A., 1997. A strategy for the Development and Production of Genetically Improved Tilapia through Inbreeding and Hybridization. *Tilapia Aquaculture*, Proceedings from the Fourth International Symposium on Tilapia in Aquaculture, November 9-12, NRAES-106, Volume 1, 65-73.

34) PEREZ-ENRIQUEZ R., TAKAGI M., TANIGUCHI N., McANDREW B., PENMAN D., HULATA G., 1999. Genetic variability and pedigree tracing of a hatchery-reared stock of red sea bream (*Pagrus major*) used for stock enhancement, based on microsatellite DNA markers. In Genetics in aquaculture VI, Sixth International Symposium on Genetics in Aquaculture, Stirling, UK, 22-28 June, 1997, 1-4, 485-497, 29 ref.

35) PLUMB, J. A., GREEN, O. L., SMITHERMAN, R. O., and PARDUE, G. B., 1975. Channel catfish virus experiments with different strains of channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soci.* 104, 140-143.

36) RANA K. J., McANDREW B. J., WOHLFARTH G. W., MACGOWAN I., 1996. Observations of intergeneric hybrids in tilapias, p. 391-397. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias and D. Pauly (eds) The third International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 575p.

37) REUBUSH, K. J. & HEATH, A. G. S., 1997. Secondary stress responses to acute handling in striped bass (*Morone saxatilis*) and hybrid stiped bass (*Morone chrysops* x *Morone saxatilis*). *Am. J. Vet. Res.*, 58: 1451-1456.

38) ROSARIO W. R. *et al.*, 1999. Molobicus-Genetic Selection for a Salinity Tolerant Tilapia Through Hybridization. Progress Report (4th Quarter) BFAR-NIFTDC PCAMRD CIRAD Project, Dagupan city, Philippines, 8p. + annexes. (Document interne)

39) SAGNA A., 1997. Stage sur les pratiques aquacoles au laboratoire du G.A.M.E.T., Formation de chef de projet, C.R.E.U.F.O.P., 32p. + annexes. (Document interne)

40) SCHEERER, P. D. and G. H. THORGAARD, 1983. Increased survival in salmonid hybrids by induced triploidy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 2040-2044.

41) SIMON R. C., NOBLE R. E., 1968. Hybridization in *Oncorhynchus* (Salmonidae). Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon. *Trans. Am. Fisheries Soc.*, 97, 109-118.

42) SMITHERMAN, R. O. and DUNHAM, R. A. 1985. Genetics and breeding. In Channel Catfish Culture, C. S. Tucker (Editor). Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

43) SNUCINS, E. J. 1993. Relative survival of hatchery -reared lake trout, brook trout and F1 splake stocked in low_pH lakes. *N. Am. J. Fish. Manage.* 12: 460-464.

44) TAVE D., 1986. Genetics for Fish Hatchery Managers, Westport, CT : AVI Publishing Company Inc, 299 p.

45) TIDWELL , J. H., WEBSTER, C. D. and CLARK J. A., 1992. Growth, feed conversion, and protein utilization of female green sunfish x male bluegill hybrids fed isocaloric diets with different protein levels. *Prog. Fish. Cult.* 54: 234-239.

46) VERDEGEM M.C.J. , 1987. Response of fecundity and growth to hybridization and crossbreeding of *Tilapia hornorum*, *Tilapia nilotica* and Taiwanese red tilapias in hapas. PhD Thesis, University of Puerto Rico, Mayaguez, 18 pp.

47) VILLEGAS C. T., 1990. Evaluation of the salinity tolerance of *Oreochromis mossambicus*, *O. niloticus* and their F1 hybrids. *Aquaculture*, 85 : 281-292.

48) WATANABE, W. O., CHAN, J. R., smith, S. J., WICKLUND, R. I. and OLLA, B.L., 1996. Production of Florida red tilapia (*Oreochromis sp.*) in flowthrough seawater pools at three stocking densities, p. 168-174. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias and D. Pauly (eds) The third International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 575p.

49) WILL, P. S., PARET, J. M., SHEEHAN, R. J., 1994. Pressure induced triploidy in hybrid *Lepomis*. *J. World Aquacult. Soc.* 25: 507-511.

50) WOHLFARTH G. W., 1994. The unexploited potential of tilapia hybrids in aquaculture. *Aquaculture and Fisheries Management*, 25, 781-788.

51) WOHLFARTH G. W., HULATA G. I., 1981. Applied genetics of tilapias. *ICLARM Studies and reviews*, 6, 26p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.

52) WOLTERS, W. R. & JOHNSON, M. R. S., 1995. Analysis of a diallel cross to estimate effects of crossing on resistance to enteric septicemia in channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture*, 137: 1-7.